动 物 学 研 究 2003, Jun. 24 (3): 186~190 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

密度和饵料投放量对安吉小鲵幼体生长与同种相残率的影响

傅萃长[1], 饶 韧[1], 吴纪华[1], 陈家宽[1,3], 雷光春[1,2,4]
(1. 复旦大学 生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 上海 200433; 2. 北京大学 生命科学学院, 北京 100871;
3. 安徽大学 生命科学学院, 安徽 合肥 230039)

摘要: 用改变安吉小鲵 (*Hynobius amjiensis*) 盆养密度和饵料投放量的实验方法 (共 2×2 种处理), 研究了这两个生态要素对动物生长和同种相残率的影响。结果表明, 小鲵幼体生长率及其变异受到饵料投放量的显著影响, 而相残率受到密度与饵料投放量的双重制约; 4 种处理中, 低密度高饵料组有最大生长率和最小的个体差异, 而高密度低饵料组有最小的生长率和最大的相残率。以上结果符合理论预期。

关键词: 安吉小鲵; 生长; 同种相残
中图分类号: Q959.5 **文献标识码**: A **文章编号**: 0254-5853(2003)03-0186-05

Effects of Density and Food Availability on Growth and Cannibalism in Basin-raising Larval Salamanders (*Hynobius amjiensis*)

FU Cui-zhang[1], RAO Ren[1], WU Ji-hua[1], CHEN Jia-kuan[1,3], LEI Guang-chun[1,2,4]
(1. *Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, and Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai* 200433, *China*; 2. *College of Life Sciences, Peking University, Beijing* 100871, *China*;
3. *School of Life Science, Anhui University, Hefei* 230039, *China*)

Abstract: For detecting the effect of population density and food availability on the growth and cannibalism, newborns of larval salamanders (*Hynobius amjiensis*) were basin-raised in 2×2 combinations of the ecological factors. The experiment resulted in that the somatic growth and its variation were significantly influenced by food availability, and intra-specific bite and cannibalism were determined by both the density and food availability. Of the 4 treatments, the highest growth index appeared in the combination of low-density and high-food availability, and the largest size-variation and cannibalism in that of high-density and low-food. The results were in keeping with the expect of current theories.

Key words: *Hynobius amjiensis*; Growth; Cannibalism

同种相残(cannibalism)现象在动物界十分普遍,在两栖动物(Fox, 1975; Polis, 1981)、鱼类与节肢动物(Elgar & Crespi, 1992) 中尤为常见。其作用在个体水平和群体水平上是不同的。在个体水平上,吃同类者(cannibals)通过捕食同种其他个体能够获得许多利益。例如生长率增加(Nagai et al, 1971; Meffe & Crump, 1987; Wildly et al, 1998),竞争相同饵料的同类个体数量减少(Fox, 1975; Polis, 1981; Crump, 1983)。在群体水平上,同种相残对于调节种群结构和种群动态有重要作用。例如,同类相残能够使一个种群免于灭绝(Henson, 1997),甚至能使种群处于多重的稳定状态(Botsford, 1981; Fisher, 1987; Cushing, 1991)。

与充分理解同种相残的作用一样, 全面理解环境因子如何影响同种相残行为也是十分重要和必要的。同种猎物的出现 (Maret & Collins, 1994)、饵

收稿日期: 2002-10-14; 接受日期: 2003-03-04
基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (39830050); 世界自然基金会 (WWF) 资助项目; "211" 工程项目
4. 通讯作者 (Corresponding author), E-mail: gchlei@wwfchina.org

料类型（Pfennig，1990）、饵料资源量以及同种密度（Semlitsch & Reichling，1989；Walls，1998）都能影响同种相残行为。在两栖动物的幼体阶段，密度与饵料投放量的变化会引起种群内个体间体型大小差异的变化（Fox，1975；Polis，1981；Crump，1983；Semlitsch & Reichling，1989），而个体间体型大小差异的增大会进一步加剧个体间相互残杀（Maret & Collins，1994；Ziemba & Collins，1999）。一般认为，吃同类者的体型要大于牺牲者（victims）的体型（Fox，1975；Polis，1981；Elgar & Crespi，1992；Persson，2000）。个体间大小变异越大，小个体更易受到大个体的攻击（Fox，1975；Polis，1981）。在高密度与低饵料的情况下，这种情形会进一步加剧（Wildy et al，2001）。

安吉小鲵（*Hynobius amjiensis*）是 1990 年在浙江省安吉县龙王山自然保护区海拔 1 300 m 处发现并命名的物种（Gu，1992）。成体数量为 300 只左右（Gu et al，1999），已经被列入《中国濒危动物红皮书》，是我国 29 种濒危两栖动物之一（Zhao，1998）。自发现至本研究之前的 12 年间，在其他地区一直未再见到。2002 年 4 月，我们在浙江省临安市清凉峰国家级自然保护区海拔 1 700 m 处见到了安吉小鲵的另一种群，由此可见其分布范围十分狭窄。该种繁殖期为 11 月下旬至翌年 3 月中下旬，繁殖和幼体发育都在水中进行（Gu et al，1999），这为开展室内相关研究提供了较好的前提条件。室内饲养时曾经观察到在低饵料投放量时，安吉小鲵幼体间具有同种相残行为（Gu et al，1999）。野外预观察发现本实验的安吉小鲵变态成熟前的幼体阶段生活在狭小的静水坑（长 0.5 ~ 1.7 m，宽 0.5 ~ 1.0 m）里，幼体密度相对较高 500 ~ 1 000 条/m^2，具有作为同种相残研究的种群特征。为了解密度与饵料量对安吉小鲵幼体的大小变异及同种相残程度的影响，我们做了 2 种盆养密度和 2 种饵料投放量组合的实验，以期丰富两栖类种群生态学知识。

1　材料和方法

1.1　实验材料与饵料

2002 年 4 月 6 日，在浙江省临安市清凉峰国家级自然保护区（北纬 30°9′，东经 118°52′；海拔 1 700 m）泥碳藓湿地采集到 8 对安吉小鲵卵胶囊，于 2002 年 4 月 7 日带回实验室孵化。实验饵料为水蚤（*Daphnia* sp.）

1.2　生长实验设计、数据记录与测量

实验时间为 2002 - 04 - 23 ~ 2002 - 05 - 15。采用 2 × 2 因子设计，即 2 种饵料投放量（低饵料按体重的 10%/d 投喂，高饵料按体重的 40%/d 投喂）和 2 种密度（低密度每饲养盆 8 条，高密度 24 条）。共 4 种处理组合：①低密度低饵料；②低密度高饵料；③高密度低饵料；④高密度高饵料。每一组合重复 5 次，共 20 组。用上、下口直径分别为 29 和 25 cm 的圆形平底塑料盆作为饲养盆，盆内盛水 11 L。实验期间，每天 10：00 投喂一次水蚤，投喂前先清除垃圾。每隔一星期换一次水。水温为 19 ~ 22 ℃；日光灯照明，光照时间为 7：00 ~ 19：00。

实验开始前，混合来自 8 个卵胶囊的幼体。然后根据实验设计，通过目测选取大小相同的安吉小鲵幼体放入实验盆中。每条幼体的初始体重为（0.166 ± 0.01）g；初始头宽为（5.71 ± 0.2）mm；初始头体长为（11.99 ± 0.3）mm。采用精确度为 0.001 g 的分析天平称重，用精确度为 0.01 mm 的数显游标卡尺测量头宽与头体长。每隔一星期称重一次，再根据体重调整投喂饵料量。

实验中，同种相互攻击行为以相互撕咬（bite）和吞吃（cannibalism）表示。相互撕咬是指幼体失去脚、脚指、尾巴或鳃。吞吃是指幼体被同种其他个体整个吞食。撕咬率以每条安吉小鲵受到伤害次数的均值表示，吞吃率以每个塑料盆中幼体丢失的百分率表示（Wildy et al，2001）。

实验结束后，记录每条安吉小鲵幼体的体重、头宽、头体长、全长以及相互撕咬和吞吃的情况。

1.3　生长指标的计算公式：

体重生长率 = $100\ (\ln W_t - \ln W_0)\ /t$

头体长生长率 = $100\ (\ln L_t - \ln L_0)\ /t$

头宽生长率 = $100\ (\ln HW_t - \ln HW_0)\ /t$

观察终点（以下简称终点）体重变异系数 = $100\ d_{Wt}/\ \overline{W_t}$

终点头体长变异系数 = $100\ d_{Lt}/\ \overline{L_t}$

终点头宽变异系数 = $100\ d_{HWt}/\ \overline{HW_t}$

终点全长变异系数 = $100\ d_{TLt}/\ \overline{T}L_t$

式中 W_t、L_t、HW_t 分别表示观察终点的湿重、头体长与头宽；W_0、L_0、HW_0 分别表示最初的湿重、头体长与头宽；t 为终点时间；d_{Wt}、d_{Lt}、d_{HWt}、d_{TLt} 分别表示终点的体重、头体长、头宽与全长的

标准差；$\overline{W}_t$、$\overline{L}_t$、$\overline{W}_t$、$\overline{TL}_t$ 分别表示终点的平均体重、平均头体长、平均头宽与平均全长。头宽是指头部左右两侧之间最大的距离；头体长是指吻端至肛孔后缘的长度。全长是指吻端至尾末端的长度。

2 结 果

2.1 密度和饵料投放量对生长指标、大小变异、同种相残率的影响

饵料投放量显著影响安吉小鲵幼体观察终点的体重、头体长、体重生长率和头体长生长率，但密度对这些指标的影响不显著；饵料投放量与密度显著影响观察终点的头宽及头宽生长率（表1）。对于同一密度，高饵料观察终点的体重、头体长、头宽、体重生长率、头体长生长率和头宽生长率显著高于低饵料。对于同一饵料投放量，低密度观察终点的体重、头体长、头宽、体重生长率、头体长生长率和头宽生长率高于高密度，但差异不显著。

2.2 对大小变异的影响

饵料投放量亦显著影响安吉小鲵幼体观察终点的头体长的、头宽的和全长的变异系数，但密度对这些指标的影响不显著；密度与饵料投放量对最终体重变异系数无明显影响（表2）。对于同一密度，高饵料观察终点的头体长和头宽变异系数显著低于低饵料。在高密度下，高饵料观察终点的全长变异系数显著低于低饵料；在低密度情况下，两者差异不显著。

2.3 对同种相残率的影响

密度与饵料投放量显著影响安吉小鲵幼体间的相互撕咬与吞食（表2）。高密度低饵料组相残率最高。在高密度下，高饵料幼体间撕咬率、吞食率显著低于低饵料；在低密度下，高饵料撕咬率显著低于低饵料，且未发生吞食。在高饵料水平，密度不影响幼体间相互撕咬与吞食，但在低饵料水平，高密度幼体间撕咬率与吞食率显著高于低密度。方差分析表明密度影响为正，饵料影响为负；但在本实验条件下，饵料×密度交互作用仍为负×正，说明饵料密度组合影响较大。

变异系数与相残程度的相关关系表明：终点全长变异系数与撕咬率正相关（$r=0.598$；$P<0.001$），终点体重变异系数与吞食率正相关（$r=0.665$；$P<0.001$）。

3 讨 论

3.1 对生长指标、大小变异的影响

许多研究表明，在低密度下两栖类幼体的生长要比高密度快（Wilbur & Collins, 1973; Semlitsch & Caldwell, 1982; Scott, 1990; Kohmatsu et al, 2001）。本研究结果表明低密度下的安吉小鲵幼体观察终点的体重、头体长、头宽、体重生长率、头体长生长率和头宽生长率高于高密度。然而本研究

表1 不同密度和饵料投放量盆养安吉小鲵幼体的生长指标（平均值±标准误，$n=5$）[1]

Table 1 Growth index of basin-raising larval salamanders (*Hynobius amjiensis*) in different treatment combinations of population density and food availability (mean ± *SE*, $n=5$)[1]

处理 Treatment		观察终点测量值 Measurement at the end of observation			生长率 Growth rate (%)		
密度水平 Density level	饵料投放水平 Food level	体重 BW[2] (g)	头体长 Snout-vent length (mm)	头宽 Head width (mm)	体重 BW	头体长 Snout-vent length	头宽 Head width
高 High (24条/盆)	高 High (40% of BW)	1.15±0.07[a]	28.60±0.61[a]	9.00±0.17[a]	8.28±0.29[a]	3.77±0.16[a]	1.96±0.08[a]
	低 Low (10% of BW)	0.47±0.03[b]	21.87±0.43[b]	7.59±0.17[b]	5.06±0.65[b]	2.60±0.08[b]	1.21±0.10[b]
低 Low (8条/盆)	高 High (40% of BW)	1.31±0.10[a]	29.48±0.82[a]	9.37±0.20[a]	8.89±0.34[a]	3.90±0.12[a]	2.14±0.10[a]
	低 Low (10% of BW)	0.56±0.02[b]	23.05±0.39[b]	8.03±0.16[b]	5.22±0.16[b]	2.83±0.07[b]	1.44±0.09[b]
ANOVA (*F*-value)[3]							
	密度 Density	4.05	3.11	5.27*	0.93	3.61	5.08*
	饵料 Food	127.45**	127.54**	60.55**	72.83**	139.90**	62.97**

[1] 数值后的上标字母表示基于最小平方法的成对比较结果；a,b同一密度水平高饵料与低饵料差异显著。

[1] Superscripts letters after each value indicate results of pair-wise comparisons based on the least square means. a,b significant differences between high foods and low food for each density.

[2] Body weight.

[3] $^*P<0.05$; $^{**}P<0.01$.

表 2　不同密度和饵料投放量盆养安吉小鲵幼体的生长和相互撕咬和吞吃情况（平均值 ± 标准误，$n = 5$）①

Table 2　Size variation, bite and cannibalism of larval salamanders (*Hynobius amjiensis*) with different density and food availability (mean ± *SE*, $n = 5$)①

处理 Treatment		观察终点变异系数 Coefficient of variation at the end of observation (%)				撕咬率 Bite (%)	吞吃率 Cannibalism (%)
密度水平 Density level	饵料水平 Food level	体重 BW②	头体长 Snout-vent length	头宽 Head width	全长 Total length		
高 High（24 条/盆）	高 High（40% of BW）	20.53 ± 1.62	6.29 ± 0.46^{a}	8.27 ± 0.50^{a}	6.94 ± 0.87^{a}	1.63 ± 0.23^{a}	0.83 ± 0.83^{a}
	低 Low（10% of BW）	25.18 ± 4.69	8.26 ± 0.47^{b}	11.01 ± 1.61^{b}	10.02 ± 0.56^{b}	4.86 ± 0.40^{bc}	24.33 ± 3.42^{bc}
低 Low（8 条/盆）	高 High（40% of BW）	17.99 ± 2.92	5.896 ± 0.45^{a}	7.28 ± 0.78^{a}	7.02 ± 0.79	1.05 ± 0.18^{a}	0.00 ± 0.00
	低 Low（10% of BW）	20.27 ± 1.82	8.29 ± 0.65^{b}	13.63 ± 1.38^{b}	8.07 ± 0.44	2.33 ± 0.50^{bd}	0.00 ± 0.00^{d}
ANOVA (*F*-value)③							
密度 Density		1.52	0.13	0.50	1.87	19.64**	9.13**
饵料 Food		1.32	18.18	15.41**	9.06**	41.22**	9.13**

① 数值后的上标字母及 a、b 的含义同表 1；c,d同一饵料水平，高密度与低密度差异显著。

① Superscripts letters after each value and a, b are the same as Table 1; c,d significant differences between high density and low density for each food.

② Body weight.

③ *$P < 0.05$; **$P < 0.01$.

发现饵料投放量是限制安吉小鲵幼体生长率的主要因子，而密度影响相对较小。Wildy et al（2001）的研究亦发现长趾蝾螈（*Ambystoma macrodactylum*）完成变态后的体重受饵料影响较大，而密度影响不大。但是这两个例子还不足以阐明这一点，需要更深入和广泛的研究才能加以证实。

本研究发现饵料投放量显著影响安吉小鲵幼体的大小变异，而密度影响不显著。Wildy et al（2001）对长趾蝾螈幼体的研究亦表明了饵料投放量显著影响大小变异，密度影响则不显著。这也许说明蝾螈类幼体的大小变异主要受食物资源的限制，而个体获取食物的能力本身就存在差异，从而使获得更多食物的个体更具生长优势。具有这种生长优势的个体能够在整个幼体期保持大小依赖的竞争优势（Persson，1985；Smith，1990；Walls & Semlitsch，1991）。

3.2　对同种相残率的影响

已往的研究表明，密度是影响同类相残的主要因子（Collins & Cheek，1983；Semlitsch & Reichling，1989；Nishihara，1996）。例如，密度对鼹鼠蝾螈（*Ambystoma talpoideum*）幼体种内竞争有影响，与个体受伤害程度呈负相关；而饵料水平与种内相互竞争无关（Semlitsch & Reichling，1989）。又如，研究密度和饵料投放量对美国亚利桑那州老虎蝾螈（*Ambystoma tigrinum nebulosum*）幼体种内竞争的结果表明：不是低饵料，而是高密度增加了吃同类者（cannibals）的数量（Collins & Cheek，1983）。与之相反，一些资料表明饵料水平是影响同类相残的主要因子。对于两栖动物种群，自然状况下饵料资源有限（Petranka & Sih，1986；Scott，1990），有限的资源会使种内同类相残程度加剧（Ducey & Heuer，1991）。对长趾蝾螈的研究表明：饵料投放量显著影响幼体间相互撕咬程度，密度影响则不显著；密度和饵料两个因子均显著影响幼体的吞食程度（Wildy et al，2001）。本研究表明密度和饵料投放量均显著影响幼体间相互撕咬与吞食的程度，进一步证明了后一种观点。

本研究高密度低饵料处理组显著加剧了幼体间相互撕咬和吞食的程度。其原因可能是饥饿水平和大小变异的增加明显导致幼体间相互撕咬和吞食程度增加。在高密度情况下个体平均饵料获得量成为种内竞争的主要限制因子（Smith，1983；Newman，1987；Maret & Collins，1994）。高密度低饵料情况下种内间竞争进一步增强，从而加大了相互撕咬和吞食的程度（Maret & Collins，1994）。

致谢：感谢杭州师范学院生物系顾辉清教授、楼信权高级工程师，浙江省临安市昌化职业高级中学潘华勇老师，北京大学王绒疆老师（协助采集实验材料）。特别感谢审稿人提出的宝贵意见。

参考文献:

Botsford LW. 1981. The effects of increased individual growth rates on depressed population size [J]. *Am. Nat.*, **117**: 38 - 63.

Collins JP, Cheek JE. 1983. Effect of food and density on development of typical and cannibalism salamander larvae in *Ambystoma tigrinum nebulosum* [J]. *Am. Zool.*, **23**: 77 - 84.

Crump ML. 1983. Opportunistic cannibalism by amphibian larvae in temporary aquatic environments [J]. *Am. Nat.*, **121**: 281 - 287.

Crump ML. 1992. Cannibalism in amphibians [A]. In: Elgar MA, Crespi BJ. Cannablism: Ecology and Evolution Among Diverse Taxa [M]. Oxford: Oxford University Press. 256 - 276.

Cushing JM. 1991. A simple model of cannibalism [J]. *Math. Biosci.*, **107**: 47 - 71.

Ducey PK, Heuer J. 1991. Effects of food availability on intraspecific aggression in salamanders of the genus *Ambystoma* [J]. *Can. J. Zool.*, **69**: 288 - 290.

Elgar MA, Grespi BJ. 1992. Cannablism: Ecology and Evolution Among Diverse Taxa [M]. Oxford: Oxford University Press.

Fisher ME. 1987. An age-structured fish population model with coupled size and population density [J]. *Math. Biosci.*, **86**: 15 - 34.

Fox LR. 1975. Cannibalism in natural populations [J]. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **6**: 87 - 106.

Gu HQ. 1992. A new species of *Hynobius* - *Hynobius amjiensis* [A]. In: The China Zoological Society. Zoological Studies in China [M]. Beijing: Chinese Forestry Publishing House. 39 - 43. [顾辉清. 1992. 小鲵属一新种——安吉小鲵. 见: 中国动物学会. 中国动物科学研究. 北京: 中国林业出版社. 39 - 43.]

Gu HQ, Ma XM, Wang J, Du ZH, Lou XQ. 1999. Research on population number and dynamics of *Hynobius amjiensis* [J]. *Sichuan J. Zool.*, **18**: 104 - 106. [顾辉清, 马小梅, 王珏, 杜振华, 楼兴权. 1999. 安吉小鲵种群数量和数量动态的研究. 四川动物, **18**: 104 - 106.]

Henson SM. 1997. Cannibalism can be beneficial even when its mean yield is less than one [J]. *Theor. Popul. Biol.*, **51**: 109 - 117.

Kohmatsu Y, Nakano S, Yamamura N. 2001. Effects of head shape variation on growth, metamorphosis and survivorship in larval salamanders (*Hynobius retardatus*) [J]. *Ecol. Res.*, **16**: 73 - 83.

Maret TJ, Collins JP. 1994. Individual responses to population size structure: The role of size variation in controlling expression of a trophic polyphenism [J]. *Oecologia*, **100**: 279 - 285.

Meffe GK, Grump ML. 1987. Possible growth and reproductive benefits of cannibalism in the mosquitofish [J]. *Am. Nat.*, **29**: 203 - 212.

Nagai Y, Nagai S, Nishikawa T. 1971. The nutritional efficiency of cannibalism and an artificial feed for the growth of tadpoles of Japanese toad (*Bufo vulgaris* sp.) [J]. *Agric. Biol. Chem.*, **35**: 697 - 703.

Newman RA. 1987. Effects of density and predation on *Scphiopus couchii* tadpoles in desert ponds [J]. *Oecologia*, **71**: 301 - 307.

Nishihara A. 1996. Effects of density on growth of head size in larvae of the salamander *Hynobius retardatus* [J]. *Copeia*, 1996: 478 - 483.

Persson LE. 1985. Asymmetrical competition: Are large animals competitively superior [J]. *Am. Nat.*, **126**: 261 - 266.

Persson LE. 2000. Cannibalism and competition in Eurasian perch: Population dynamics of an ontogenetic omnivore [J]. *Ecology*, **61**: 1058 - 1071.

Petranka JW, Sih A. 1986. Environmental instability, competition, and density-dependent growth and survivorship of a stream-dwelling salamander [J]. *Ecology*, **67**: 729 - 736.

Pfennig DW. 1990. The adaptive significance of an environmentally-cued developmental switch in an anuran tadpole [J]. *Oecologia*, **85**: 101 - 107.

Polis GA. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation [J]. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **12**: 225 - 251.

Scott DE. 1990. Effects of larval density in *Ambystoma opacum*: An experiment in large-scale field enclosures [J]. *Ecology*, **71**: 296 - 306.

Semlitsch RD, Caldwell JP. 1982. Effects of density on growth, metamorphosis and survivorship in tadpoles of *Scaphiopus holbrooki* [J]. *Ecology*, **63**: 905 - 911.

Semlitsch RD, Reichling SB. 1989. Density-dependent injury in larval salamanders [J]. *Oecologia*, **81**: 100 - 103.

Smith DC. 1983. Factors controlling tadpole populations of the chorus frog (*Pseudacris triseriata*) on Isle Royae, Michigan [J]. *Ecology*, **64**: 501 - 510.

Smith CK. 1990. Effects of variation in body size on intraspecific competition among larval salamanders [J]. *Ecology*, **71**: 1777 - 1788.

Walls SC. 1998. Density dependence in a larval salamander: The effects of interference and food limitation [J]. *Copeia*, 1998: 926 - 935.

Walls SC, Semlitsch RD. 1991. Visual and movement displays function as agonistic behavior in larval salamanders [J]. *Copeia*, 1991: 936 - 942.

Wilbur HM, Collins JP. 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis [J]. *Science*, **182**: 1305 - 1314.

Wildy EL, Chivers DP, Kiesecker JM, Blaustein AR. 1998. Cannibalism enhances growth in larval long-toed salamanders (*Ambystoma macrodactylum*) [J]. *J. Herpetol.*, **25**: 2337 - 2346.

Wildy EL, Chivers DP, Kiesecker JM, Blaustein AR. 2001. The effects of food level and conspecific density on biting and cannibalism in larval long-toed salamanders (*Ambystoma macrodactylum*) [J]. *Oecologia*, **128**: 202 - 209.

Zhao EM. 1998. Amphibian and Reptilia [A]. In: Wang S. China Red Data Book of Endangered Animals [M]. Beijing: Science Press. [赵尔宓. 1998. 两栖纲和爬行纲. 见: 汪松. 中国濒危动物红皮书. 北京: 科学出版社.]

Ziemba RE, Collins JP. 1999. Development of size structure in tiger salamanders: The role of intraspecific interference [J]. *Oecologia*, **120**: 524 - 529.